中国生态农业学报 2017 年 4 月 第 25 卷 第 4 期
Chinese Journal of Eco-Agriculture, Apr. 2017, 25(4): 520−529

DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.160787

宗宁, 石培礼, 耿守保, 马维玲. 北方山区主要森林类型树木叶片氮、磷回收效率研究[J]. 中国生态农业学报, 2017, 25(4): 520−529
Zong N, Shi P L, Geng S B, Ma W L. Nitrogen and phosphorus resorption efficiency of forests in North China[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2017, 25(4): 520−529

北方山区主要森林类型树木叶片氮、磷回收效率研究*

宗 宁[1], 石培礼[1,3**], 耿守保[1,2], 马维玲[1]

(1. 中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室 北京 100101;
2. 中国科学院大学 北京 100049; 3. 中国科学院大学资源与环境学院 北京 100049)

摘 要: 养分回收是植物养分利用策略的重要驱动力, 可减少养分流失, 降低其对环境的依赖性, 对植物种群和群落稳定性、生态系统养分循环都具有重要的生态学意义。本文在收集北方山区(黄土高原、太行山区、京北山区)天然林、人工林等各种森林成熟叶片和凋落物氮、磷养分含量等资料的基础上, 根据群落生活型和管理方式将各类森林进行归并, 对其养分回收效率进行了综合评估。结果表明, 各类森林植被通过成熟叶片和落叶中氮、磷含量计算得到的叶片氮、磷回收效率分别是 24.5%~71.3%和 18.1%~75.4%, 均值分别是 45.5%和 47.4%。北方山区天然林和人工林成熟叶片的平均氮含量分别是 11.6 $g \cdot kg^{-1}$ 和 21.6 $g \cdot kg^{-1}$, 人工林成熟叶片氮含量显著高于天然林, 养分在人工林生长过程中可能基本处于消耗状态。不同地区天然林与人工林叶片磷含量存在差异: 太行山区天然林成熟叶片和枯落叶片磷含量显著高于人工林, 而京北山区人工林成熟叶片磷含量较高, 枯落叶片磷含量较低。灌木成熟和枯落叶片中氮含量显著高于乔木, 而两者间磷含量无显著差异; 灌木叶片氮回收效率高于乔木。通过 3 个地区的比较发现, 京北山区树木叶片氮、磷回收效率分别是 62.1%和 67.8%, 高于其他两个地区。相关分析表明, 北方山区森林枯落叶片氮含量是影响叶片氮、磷回收效率的重要因子。通过对不同树种养分回收效率的比较发现, 针叶树种养分回收效率大于阔叶树种, 这说明在土壤养分贫瘠山区针叶树种的养分回收效率更高, 更能适应这种贫瘠的土壤环境。在山区进行人工建植时, 针叶树种高的养分利用效率应该被考虑进来。

关键词: 北方山区; 森林类型; 生活型; 管理方式; 氮磷含量; 养分回收效率
中图分类号: S718.55 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2017)04-0520-10

Nitrogen and phosphorus resorption efficiency of forests in North China*

ZONG Ning[1], SHI Peili[1,3**], GENG Shoubao[1,2], MA Weiling[1]

(1. Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modelling, Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy Sciences, Beijing 100101, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Nutrient cycling is one of the basic functions of forest ecosystems. As two of the main nutrition elements, nitrogen and phosphorus are critical for proper metabolism and growth processes of plants. In order to reduce the dependence on external nutrient, plants can resorb nutrients from senescing leaves prior to abscission and store them into other plant tissues for reuse. Resorption efficiency, defined as the percent nutrient reduction between live and senescent leaves, is used to quantify the resorption capacity of a

* 国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2015CB452705)资助
** 通讯作者: 石培礼, 主要研究方向为生态系统生态学。E-mail: shipl@igsnrr.ac.cn
宗宁, 主要研究方向为生态系统养分循环。E-mail: zongning@igsnrr.ac.cn
收稿日期: 2016-09-20 接受日期: 2017-01-21
* This study was supported by the National Basic Research Program of China (973 Program) (2015CB452705).
** Corresponding author, E-mail: shipl@igsnrr.ac.cn
Received Sep. 20, 2016; accepted Jan. 21, 2017

plant. Nutrient resorption is a key process of plant nutrient utilization strategy. Through nutrient resorption, plants can reduce nutrient loss from the ecosystem and lower the dependence on the environment. This is crucial for the stability of plant population and community, and for ecosystem nutrient cycling. Based on published papers on forests in mountain regions of North China (including the Loess Plateau, Taihang Mountain, North Beijing Mountain Area, etc.), the systemization of nitrogen and phosphorus contents in mature and senescent leaves of forests was conducted depending on the life forms and management methods of forests. All in all, we collected data on nitrogen and phosphorus at 13 sites in the three regions and conducted a comprehensive assessment on nutrient resorption efficiencies. We compared nitrogen and phosphorus resorption efficiencies between trees and shrubs, as well as between natural and plantation forests. In order to explore the factors regulating nutrient resorption efficiency, we also analyzed the relationships between the contents of nitrogen and phosphorus against nutrient resorption efficiency. The results showed that the ranges of nitrogen and phosphorus resorption efficiencies for forests were respectively 24.5%–71.3% and 18.1%–75.4%, with averages of 45.5% and 47.4%, both slightly lower than global average. Average nitrogen content in mature leaves of plantation forests was 21.6 $g\cdot kg^{-1}$, significantly higher than that of natural forests (11.6 $g\cdot kg^{-1}$). This indicated that in the process of growth of plantation forests, there could be excessive consumption of nutrients. In Taihang Mountain, nitrogen content in mature and senescent leaves and nitrogen resorption efficiency for shrubs were significantly higher than those for trees. However, phosphorus resorption efficiency was relatively lower, demonstrating that plant growth in the region was mainly limited by nitrogen supply. Comparisons among different areas showed that nitrogen and phosphorus resorption efficiencies in North Beijing Mountain Area were higher than those in the Loess Plateau and Taihang Mountain. Correlation analysis showed that both nitrogen and phosphorus resorption efficiencies were significantly correlated with nitrogen content in senescent leaves, indicating that the nitrogen content of senescent forest leaves (also called nutrient resorption proficiency) in North China was the main limiting factor of nitrogen and phosphorus resorption efficiencies. Based on the comparison of nutrient resorption efficiencies of different vegetation species, nutrient resorption efficiencies were greater for conifer forests than that for broad-leaved species. This suggested that in nutrient-barren soils in mountain terrains, nutrient resorption in conifer forests was more efficient, and conifer trees were probably more adaptable to such barren soil environment. In the process of development of artificial plantations in mountain regions, it was recommended to consider high nutrient use efficiency of conifer forests.

Keywords: Mountain regions in North China; Forest type; Life form; Management pattern; Nitrogen and phosphorus content; Nutrient resorption efficiency

养分循环是生态系统的基本功能之一。在生态系统养分循环中，氮和磷占有重要的地位，自然生态系统中氮和磷往往是限制植物生长的重要元素。为尽量减少对当季吸收元素的依赖和养分的损失，植物会从衰老叶片中回收部分矿质元素供下一个生长季节再次利用[1]。生长季末枯落叶片回收养分是植物养分的内循环过程。成熟叶片与衰老叶片元素含量的差值与成熟叶片元素含量的比值被定义为回收效率(resorption efficiency, RE)，此指标用来量化植物对营养元素的回收能力[2]。养分回收是植物养分利用策略的重要驱动力，植物以这种方式来减少养分流失，降低对环境的依赖性，这个过程对植物凋落物的化学特性及分解过程产生重要影响[3]，故养分回收特征的变化对植物种群和群落稳定性、生态系统养分循环都具有重要的生态学意义[1]。

植物养分回收是长期适应外界环境条件所表现出的对策，主要受土壤养分供应状况、所处环境和自身遗传特性等因素影响[1,4]。在北京东灵山辽东栎林(*Quercus wutaishansea* Mary)的研究发现，落叶植物氮回收效率受成熟叶片中养分含量的影响较大[5]，而叶片中养分含量受土壤养分供应状况的控制。但Aerts[6]指出，虽然在物种水平上养分回收是一项重要的养分保存机制，但在种间水平上养分回收效率对土壤有效性的提高并不敏感。同时，森林类型也会显著影响养分回收效率。通过对比研究太行山地区针叶、阔叶林的养分回收效率发现，养分在常绿针叶林与落叶阔叶林之间存在较大差异，刺槐(*Robinia pseudoacacia* Linn.)等落叶树种能将叶片中 34%~53%和 28%~56%的氮、磷回收，而侧柏[*Platycladus orientalis* (L.) Franco]没有明显的养分回收现象，两种森林类型凋落物养分含量和分解特征等方面也存在显著差异[7]。全球尺度的整合分析也验证了这一观点，Kobe 等[4]研究表明，物种内部养分回收的变异性并不完全取决于外界养分供应水平，而不同物种之间变异更趋向于受土壤养分资源的驱动。虽然目前对养分利用有不少研究，但已有的研究主要集中在特定森林类型的养分循环状况，而少有对不同地区森林类型进行综合比较的研究，更鲜有针对天然林和人工林养分循环状况进行的综合评价。

北方山区自西往东依次是黄土高原、太行山区和京北山区。北方山区森林是我国森林的重要组成

部分，对于我国北方尤其是京津地区风沙防治、水源涵养、保持水土、净化大气环境等起着重要作用。由于自然环境变化和人为活动的影响，北方山区植被破坏严重，生态环境日益恶化，水土流失、水资源短缺等环境问题尤为突出[8-9]。近几十年来，国家在这些地区实施生态环境建设工程，旨在通过退耕还林、还草、人工建植、建立三北防护林等工程恢复自然植被。但由于这些地区降雨时空分布不均匀、土壤养分贫瘠等原因，目前这些地区植被恢复建设面临许多困难，严重影响农林生态系统的发展，尤其是营建的人工群落生产力低下、局地立地条件恶化，进一步影响到该区的植被恢复过程[8-9]。本研究基于已经公开发表的文章，收集并整理了黄土高原、太行山区和北京北部的土石山区(简称“京北山区”)主要森林类型树木叶片养分含量等数据，综合评价了不同地区森林类型养分回收效率。本研究不仅可为北方山区森林的经营管理提供理论依据，还对北方山区森林的养分平衡和生态系统稳定有深远意义。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

本研究主要选择北方山区，自西往东依次是黄土高原、太行山区和京北山区。黄土高原位于我国中部偏北的黄河中游及海河上游地区，地处温带干旱、半干旱气候过渡带，年均气温 4.3~14.3 ℃；年均降雨量 200~750 mm[10]。全区植被类型从东南到西北呈带状分布，依次为森林植被地带、森林草原植被带、典型草原植被地带、荒漠草原植被地带、草原化荒漠地带[10]。由于自然环境变化和人为活动的影响，黄土高原地区的植被破坏殆尽，生态环境日益恶化，成为我国乃至世界上水土流失最严重的地区之一。

太行山区属于半干旱半湿润大陆性季风气候，冬季干燥少雨，夏季炎热多雨，年均气温 5~13 ℃，年均降雨量 400~600 mm。降雨季节分布极为不均匀，其中雨季(7—9 月)降雨占全年降雨量的 70%左右[7]。该区土壤为发育在粗骨性风化物上的褐土，土壤贫瘠且砾石含量高。该区植被属于北暖温带阔叶林亚带，低山丘陵地带阔叶林破坏后发育为次生草灌丛以及人工栽培植被[7]。太行山区是生态环境脆弱的地区之一，水资源短缺严重影响农林系统发展。

京北山区是华北土石山区的重要组成部分，是北京市与华北平原之间重要的天然生态屏障[8]。气候类型属于暖温带半湿润季风气候，多年平均气温为 8~10 ℃，平均降雨 500~700 mm[8-9]。京北山区原始地带性植被为暖温带落叶阔叶林，现状森林植被基本是以 1958 年后营造的人工林。本地区地带性土壤多为山地褐土、棕色森林土和山地草甸土等。目前处于容易干旱且严重缺水的状况。

1.2 数据收集

基于网上公开发表文章(包括期刊论文、学位论文等)的数据，收集整理了黄土高原、太行山区和京北山区(共 13 个研究点)主要森林群落类型成熟叶片和枯落叶片中氮、磷含量数据，并基于养分回收的方法计算了叶片的养分回收效率。各研究地点经纬度、海拔高度、植被类型、气候特征、土壤性质等数据见表 1。

1.3 数据统计与分析

成熟叶片与衰老叶片养分含量的差值与成熟叶片元素含量的比值被定义为回收效率(RE)[3]，此指标用来量化植物对养分的回收能力。氮回收效率计算公式如下：

$$\mathrm{RE}=(N_{\mathrm{mature}}-N_{\mathrm{senesced}})/N_{\mathrm{mature}}\times100\% \quad (1)$$

式中：N_{mature} 为植物成熟叶片中氮含量，N_{senesced} 为植物衰老叶片中氮含量。磷回收效率的计算公式与氮相同。本文中收集衰老叶片的养分含量数据多数难以获得，故衰老叶片的养分含量数据用未分解的枯落叶片数据代替。

将收集到的所有森林成熟叶片氮磷、枯落叶片氮磷、养分回收效率数据进行统计分析，绘制频率分布图。其次将北方山区 3 个区域植被类型按乔木与灌木、天然林与人工林分别进行统计，比较不同植被类型成熟叶片氮磷、枯落叶片氮磷、养分回收效率的差异。利用线性回归分析分析成熟叶片氮磷、枯落叶片氮磷与养分回收效率的关系，同时比较不同树种养分回收效率的差异。所有的统计分析均利用 SPSS 16.0 进行，所有图形采用 Origin Pro 8.0 绘制，显著性水平为 $P<0.05$。

2 结果与分析

2.1 植物叶片养分含量与回收效率分布特征

综合本研究文献调研收集到的已发表的植物叶片数据得出，北方山区森林成熟叶片中氮、磷含量的变异范围分别是 5.0~58.7 g·kg^{-1} 和 0.77~9.4 g·kg^{-1}，均值分别为 22.1 g·kg^{-1} 和 2.20 g·kg^{-1}。成熟叶片中氮、磷含量频率分布如图 1(A, B)所示，两者均呈偏态分布，氮、磷含量的峰值分别是 18.2 g·kg^{-1} 和 1.68 g·kg^{-1}。

表 1　研究地点基本信息

Table 1　Basic information of the study sites

区域 Region	序号 Number	研究地点 Study site	经度 Longitude (°)	纬度 Latitude (°)	年均温 MAT[1] (℃)	降雨量 MAP[2] (mm)	海拔 Altitude (m)	植被类型 Vegetation type	林龄 Forest age (a)	土壤类型 Soil type	文献来源 Reference
京北山区 North Beijing Mountain Area	1	北京市延庆县松山自然保护区 Songshan Natural Reserve Area in Yanqing County, Beijing	115.57	40.52	8.4	493.0	1 165	油松天然林 *Pinus tabulaeformis* Carrière natural forest	NA[3]	棕色森林土 Brown forest soil	[11]
太行山区 Taihang Mountain	2	山西省关帝山庞泉沟 Pangquan Gully in Guandi Mountain, Shanxi	111.35	37.75	4.2	822.6	1 930	华北落叶松天然次生林 *Larix principis-rupprechtii* Mayr natural secondary forest	62	山地淋溶褐土 Mountain eluvial brown soil	[12]
	3	河南省济源市大沟河林场 Dagouhe Tree Farm in Jiyuan City, Henan Province	112.40	34.97	14.3	646.4	370	栓皮栎 *Quercus variabilis* Bl. forest	20~40	褐土 Cinnamon soil	[13]
								刺槐林 *Robinia pseudoacacia* L. forest	NA		
								侧柏林 *Platycladus orientalis* L. Franco forest	NA		
	4		112.40	34.97	14.3	646.4	370	侧柏人工林 *Platycladus orientalis* L. Franco plantation	26		[14]
	5		112.40	34.97	14.3	646.4	370	刺槐人工林 *Robinia pseudoacacia* L. plantation	19		[15]
	6	山西省境内 Shanxi Province	NA	NA	3~14	400~650	1 347	油松人工林 *Pinus tabulaeformis* Carrière plantation	15	褐土 Cinnamon soil	[16]
							1 256		25		
							1 483	油松天然林 *Pinus tabulaeformis* Carrière natural forest	30	黄绵土 Loessal soil	
							1 627		67	棕壤 Brown soil	
	7	山西省吉县蔡家川流域 Caijiachuan Basin in Ji County, Shanxi Province	110.72	36.27	10	579.0	1 112	刺槐人工林 *Robinia pseudoacacia* L. plantation	9	褐土 Cinnamon soil	[17]
									15	棕壤 Brown soil	
								油松人工林 *Pinus tabulaeformis* Carrière plantation	15	褐土 Cinnamon soil	
	8		110.72	36.27	10	579.0	1 112	刺槐人工林 *Robinia pseudoacacia* L. plantation	15	褐土 Cinnamon soil	[18]
							1 143	油松人工林 *Pinus tabulaeformis* Carrière plantation	15		
黄土高原 Loess Plateau	9	陕西省淳化县赵家山林区 Zhaojiashan Forest District of Chunhua County, Shaanxi Province	108.65	34.92	9.6	600.6	1 145	刺槐人工林 *Robinia pseudoacacia* L. plantation	13	褐土 Cinnamon soil	[19]
	10	陕西省境内 Shaanxi Province	NA	NA	8~9	550~650	800~1 500	刺槐 *Robinia pseudoacacia* L.	NA	NA	[20]
	11	陕西省靖边市 Jingbian City, Shaanxi Province	108.60	38.05	7.8	316.0	1 350		20	山地褐土 Mountain cinnamonic soil	[21]
		陕西省黄陵县 Huangling County, Shaanxi Province	109.23	35.55	9.4	630.9	970		15	NA	
		陕西省淳化县 Chunhua County, Shaanxi Province	108.65	34.92	10.5	600.6	1 210		22	黄绵沙土 Sand loessal soil	
	12	甘肃省小陇山 Xiaolong Mountain, Gansu Province	106.50	34.67	9.6	757.0	1 606	日本落叶松人工林 *Larix kaempferi* Lamb. Carr, plantation	33	灰褐色森林土 Taupe forest soil	[22]
	13	宁夏南部山区 Mountain area in South Ningxia	106.47	36.00	6.9	420.0	1 764	柠条 *Caragana korshinskii* Kom.	9	褐土 Cnnamon soil	[23]
							1 650		19	山地褐土 Mountain cinnamonic soil	
							1 688		29	淡黑垆土和黄绵土 Light black heilu soil and loessal soil	

1) MAT: mean annual temperature; 2): MAP: mean annual precipitation; 3)NA 代表没有相关数据。NA: none available data.

枯落叶片中氮、磷含量的变异范围分别是 3.2~24.3 g·kg^{-1}和 0.4~3.1 g·kg^{-1}，均值分别为 12.0 g·kg^{-1}和 1.03 g·kg^{-1}。枯落叶片中氮、磷含量频率分布如图 1(C, D)所示，两者也均呈偏态分布，氮、磷含量的峰值分别是 7.5 g·kg^{-1}和 0.85 g·kg^{-1}。

通过成熟叶片和枯落叶片中氮、磷含量，计算得到氮、磷回收效率的变异范围分别是 24.5%~71.3%和 18.1%~75.4%，叶片氮、磷回收效率频率分布如图 1(E, F)所示，均值分别是 45.5%和 47.4%。

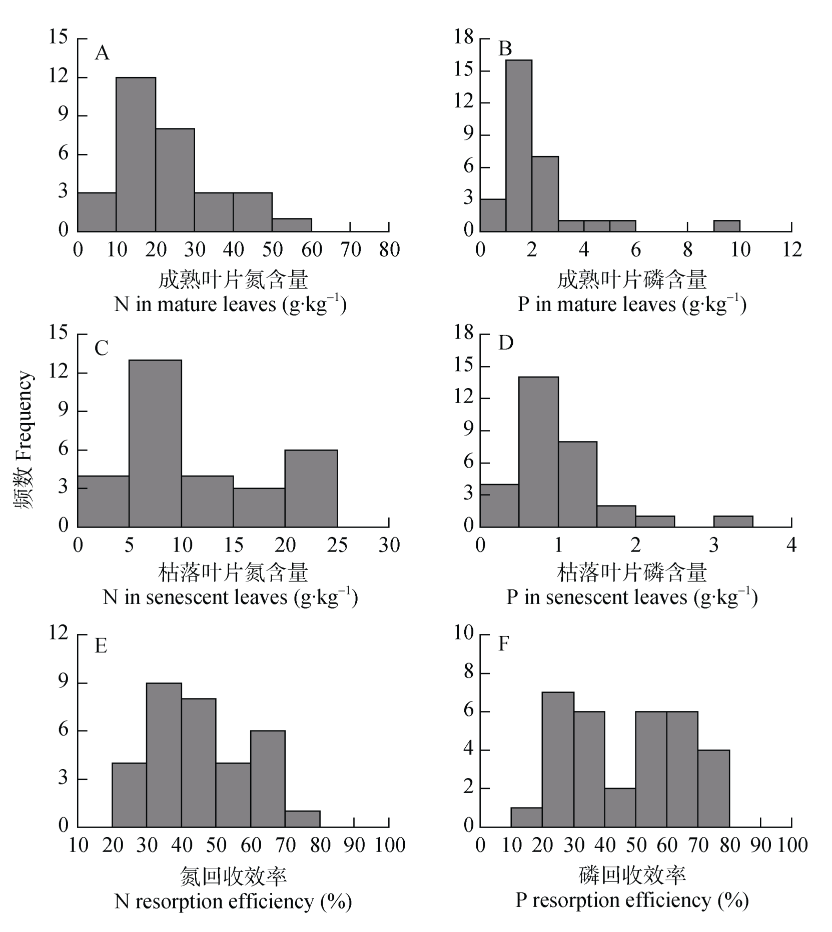


图 1 北方山区森林成熟叶片(A, B)、枯落叶片(C, D)氮磷含量与回收效率(E, F)的统计分布特征

Fig. 1 Statistical distribution characteristics of nitrogen and phosphorus contents in mature (A, B) and senescent (C, D) leaves and resorption efficiencies (E, F) of forests in mountain areas of North China

2.2 不同植被类型叶片养分含量与回收效率比较

由于灌木数据比较少，只收集到太行山区灌木的数据，分析结果见图 2。由图 2(A, C)可知，灌木成熟叶片和枯落叶片中氮含量显著高于乔木，而两者磷含量(图 2 B, D)之间无显著差异。通过比较养分回收效率发现，灌木叶片氮回收效率高于乔木，而磷回收效率较低(图 2 E, F)。

通过对 3 个地区乔木叶片养分的比较发现，黄土高原地区乔木成熟叶片氮、磷含量分别是 29.8 g·kg^{-1}和 3.6 g·kg^{-1}，显著高于太行山区和京北山区(图 2 A-B; 氮: P=0.017; 磷: P=0.035)；枯落叶片氮含量为 18.4 g·kg^{-1}，显著高于太行山区和京北山区(图 2 C, P=0.016)，而 3 个地区枯叶中磷含量无显著差异(图 D, P=0.361)。京北山区氮、磷回收效率分别是 62.1%和 67.8%，显著高于其他两个地区(图 2E-F；氮: P=0.013；磷: P=0.034)。

2.3 天然林与人工林叶片养分含量与回收效率比较

由图 3 可知，京北山区人工林成熟叶片和枯落叶片氮含量分别是 33.5 g·kg^{-1}和 8.3 g·kg^{-1}，显著高于天然林叶片中氮含量，而这两者叶片氮回收效率并无显著差异(图 3 A, C, E)。太行山区天然林成熟叶片和枯落叶片磷含量分别是 2.7 g·kg^{-1}和 1.3 g·kg^{-1}，显著高于人工林叶片中磷含量。而京北山区人工林成熟叶片磷含量较高，而枯落叶片磷含量较低，故磷回收效率较高(图 3 B, D, F)。

通过比较 3 个地区人工林叶片养分含量与回收效率发现，对于成熟叶片氮、磷含量，京北山区>黄土高原>太行山区，氮、磷回收效率表现出同样的规律，而枯落叶片未表现出一致的规律(图 3 B)。

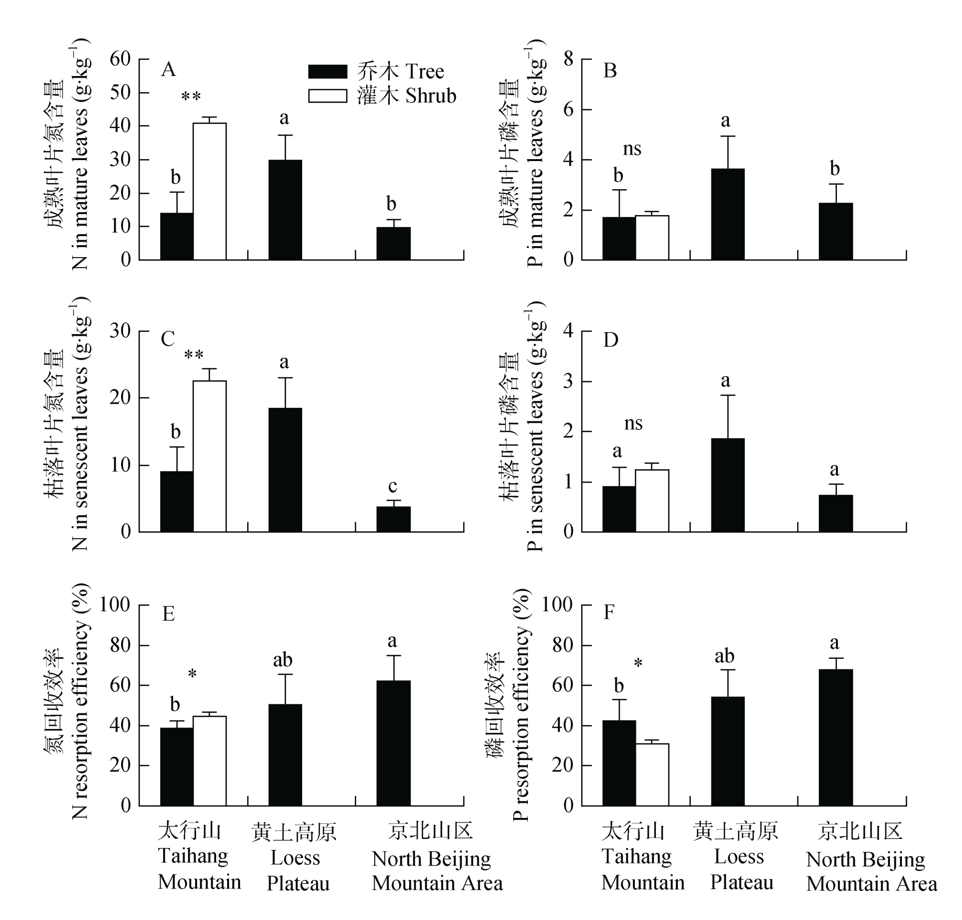


图 2　北方山区不同森林类型成熟叶片(A, B)、枯落叶片氮磷含量(C, D)与回收效率(E, F)比较

Fig. 2　Nitrogen and phosphorus contents in mature (A, B) and senescent (C, D) leaves and resorption efficiencies (E, F) of different forest types in mountain areas of North China

ns、*和**分别代表同一地区不同植被类型之间的差异不显著($P\geqslant0.05$)、在 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 水平显著。同种植被类型不同小写字母代表地区之间存在显著差异。ns, * and ** represent no significant difference, and significant differences between different forest types in the same study site at $P \geqslant 0.05$ and, $P < 0.05$, $P < 0.01$, respectively. Different lowercase letters mean significant differences among the study sites for the same forest type.

2.4　叶片养分含量与回收效率相关关系

相关分析发现, 北方森林氮回收效率与枯落叶中氮含量具有显著相关性(图 4B, P=0.031), 而与成熟叶片氮含量无相关关系(图 4A), 同时氮回收效率也不受树木叶片磷含量的影响(图 4G, H)。北方森林磷回收效率与枯落叶中氮含量也具有显著相关性(图 4F, P=0.012), 而与成熟叶片氮磷含量无显著相关性。相关分析表明, 北方森林枯落叶片氮含量是影响氮、磷回收效率的重要因子。

2.5　不同森林类型树木叶片养分回收效率比较

如表 2 所示, 通过对不同树种养分回收效率的比较发现, 天然林中华北落叶松叶片磷素回收效率最高, 达到 62.6%。在人工林中日本落叶松的氮素和磷素回收效率最高, 分别达到 64.7%和 72.5%。由此可见, 从养分利用角度看, 对于土壤养分贫瘠的太行山区针叶树种的养分回收效率更高, 更能适应这种贫瘠的土壤环境。

3　讨论与结论

3.1　北方山区森林养分含量与回收效率比较

本研究中北方山区森林成熟叶片的平均氮含量和磷含量分别是 22.5 g·kg^{-1} 和 2.17 g·kg^{-1}, 与全球植物氮磷含量的平均值(平均氮含量为 28.6 g·kg^{-1}, 平均磷含量为 1.77 g·kg^{-1})相比[24], 氮含量偏低, 而磷含量偏高, 导致氮磷比偏低, 这说明北方山区森林的生长受氮元素的限制更大。由于北方森林多数处于土石山区, 土壤贫瘠养分含量低, 从森林叶片养分含量来看植物生长严重受氮素的限制, 所以北方森林需要进行科学的管理。

在生态系统养分循环研究中, 氮和磷在植物代谢过程中起着重要作用。植物养分回收是植物从衰老叶片中回收部分矿质元素储存在有关器官中, 以这种方式来减少氮素流失, 降低对环境的依赖性[2-3]。本研究中北方山区森林的氮和磷回收效率分别是

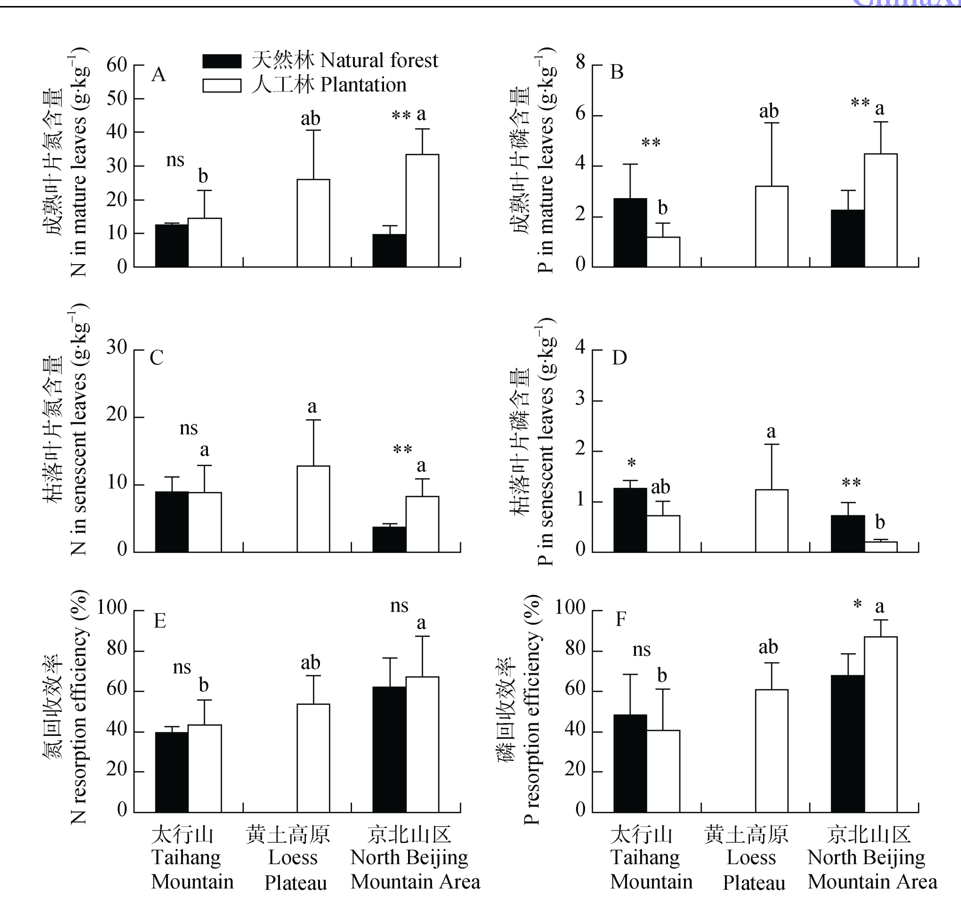


图 3 北方山区森林植被天然林与人工林成熟叶片(A, B)、枯落叶片(C, D) 磷含量与回收效率(E, F)比较

Fig. 3 Nitrogen and phosphorus contents in mature (A, B) and senescent (C, D) leaves and resorption efficiencies (E, F) of natural and planted forests in mountain areas of North China

ns、*和**分别代表同一地区天然林与人工林之间的差异不显著($P≥0.05$)、在 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 水平显著。同种植被类型不同小写字母代表地区之间存在显著差异。ns, * and ** represent no significant difference, and significant differences between natural forest and planted forest in the same study site at $P \geq 0.05$ and, $P < 0.05$, $P < 0.01$, respectively. Different lowercase letters mean significant differences among the study sites for the same forest type.

45.5%和 47.4%，略低于全球尺度上植物的氮、磷回收效率(平均氮回收效率为 50%，平均磷回收效率为 52%)[6,25]。也就是说，约有 50%的养分可以通过回收途径被植物重新利用，但不同植物种间养分回收差异较大，可以从 5%到 80%之间[26]。植物在衰老过程中，通过养分从衰老组织向活组织转移的过程延长了养分在植物体内的滞留时间，从而提高了养分利用效率[27]。

3.2 不同林型之间植物叶片养分效率的差异

由于气候及人为等因素的影响，目前我国北方地区的原始天然林植被基本破坏殆尽，区域生态环境十分脆弱，以退耕还林还草工程为主的植被建设有利于改善区域生态环境、提高生态系统生产力。但人工林的建设过程中面临许多问题，景观特征呈现退化迹象[28-29]，所以有必要对天然林与人工林的养分循环状况进行探讨比较。

本研究中北方山区天然林成熟叶片的平均氮含量和磷含量分别是 11.6 g·kg^{-1}和 2.57 g·kg^{-1}，人工林成熟叶片的平均氮含量和磷含量分别是 21.6 g·kg^{-1}和 2.35 g·kg^{-1}，天然林成熟叶片磷含量较高而氮含量较低。与天然林相比，生长初期人工林一般养分含量较高，因为在人工林生长初期养分基本处于消耗状态[30]。人工林一般结构相对单一、灌木层和草本层发育较差，尤其是轮伐期短的人工林，频繁的人为干扰和长时间的养分过度消耗、归还太少，会导致土壤肥力明显下降，林地养分条件退化[31-32]，所以长时间的人工林种植不利于养分的维持和生态系统的可持续发展，需要配合良好的土地条件及人工施肥和管护才能保证生产力的可持续性[30]。同时，本研究中北方山区天然林成熟叶片的氮和磷回收效率分别是 47.1%和 54.8%，人工林成熟叶片的氮和磷回收效率分别是 47.7%和 53.0%，两种林型的回收效率基本相同。人工林对养分的消耗导致土壤养分减少、地力下降，植物通过回收大部分养分来适应土壤的这种变化。通过比较 3 个地区人工林叶片养分含量与回收效率发现，对于成熟叶片氮、磷含量，京

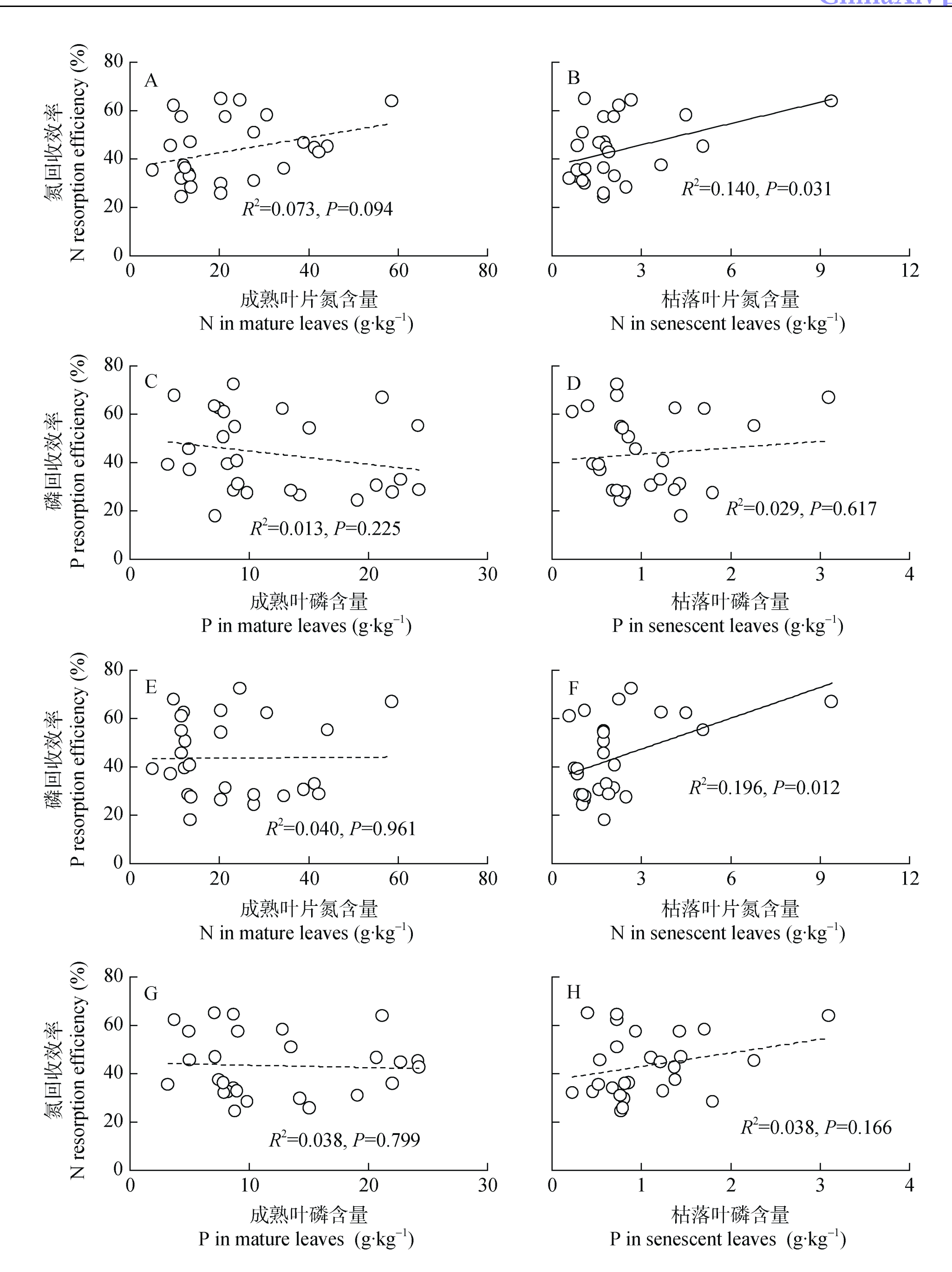


图 4　北方山区森林植被成熟叶片、枯落叶片氮磷含量与回收效率之间的相关关系

Fig. 4　Relationships between nitrogen and phosphorus contents in mature and senescent leaves and resorption efficiencies of forests in mountain areas of North China

表 2　北方山区不同森林树种氮磷回收效率比较

Table 2　Comparisons of nitrogen and phosphorus resorption efficiencies of different tree species in mountain areas of North China　%

回收效率 Resorption efficiency	乔木 Trees							灌木 Shrubs
	天然林 Natural forest		人工林 Plantation					
	华北落叶松 *Larix principis-rupprechtii* Mayr	油松 *Pinus tabuliformis* Carrière	栓皮栎 *Quercus variabilis* Bl.	刺槐 *Robinia pseudoacacia* L.	侧柏 *Platycladus orientalis* (L.) Franco	油松 *Pinus tabuliformis* Carrière	日本落叶松 *Larix kaempferi* (Lamb.) Carr.	柠条 *Caragana korshinskii* Kom.
氮 Nitrogen	37.5±7.5	41.7±7.7	33.0±1.0	42.7±15.2	40.6±7.0	35.8±14.9	64.7±12.6	44.8±2.0
磷 Phosphorus	62.6±4.3	34.3±23.0	43.0±16.6	34.1±16.4	38.1±1.3	42.3±11.4	72.5±6.8	30.8±2.2

北山区>黄土高原>太行山区，氮、磷回收效率表现出同样的规律。但我们不能认为京北山区的植物通过较高的营养元素再吸收效率来适应养分匮乏的外部环境[33]，这是因为养分回收效率的变化是物种沿大空间尺度排列的结果，较高的养分回收效率仅反映当地环境中养分的匮乏[4]。

通过对不同树种养分回收效率的比较发现，天然林中华北落叶松叶片磷素回收效率最高，人工林中日本落叶松的氮素和磷素回收效率最高，分别达到 64.7%和 72.5%，显著高于植物在全球尺度上的氮、磷回收效率[6,25]。这与在长白山区的研究结果一致，落叶林中针叶树种养分回收效率大于阔叶树种，长白落叶松(*Larix olgensis* Henry)1 年生树苗氮回收效率为 82.6%，栓皮栎(*Quercus variabilis* Blume)1 年生树苗的氮回收效率为 32.2%[34]。从养分利用角度看，在土壤养分贫瘠山区针叶树种的养分回收效率更高，更能适应这种贫瘠的土壤环境。在山区进行人工建植时，针叶树种高的养分利用效率也应该被考虑进来。

4 结论

本文在通过收集北方山区(黄土高原、太行山区、京北山区)天然林、人工林等各类森林叶片氮、磷养分含量等资料的基础上，对不同森林类型的养分回收效率进行了综合评估。北方山区各类森林叶片氮、磷回收效率均值分别是 45.5%和 47.4%，接近全球尺度上植物叶片氮、磷回收效率。对比天然林和人工林养分含量发现，人工林成熟叶片氮含量显著高于天然林，养分在人工林生长过程中可能基本处于消耗状态，长时间的养分消耗过多而归还太少，会导致土壤肥力明显下降，林地养分条件退化，故人工林生长过程中需要配合良好人工抚育和管护措施才能保证生产力的可持续性。通过对不同树种养分回收效率的比较发现，针叶林叶片养分回收效率高于阔叶树种，从养分回收利用角度考虑，针叶树种更能适应北方山区贫瘠的土壤环境。

参考文献 References

[1] Lü X T, Reed S, Yu Q, et al. Convergent responses of nitrogen and phosphorus resorption to nitrogen inputs in a semiarid grassland [J]. Global Change Biology, 2013, 19(9): 2775–2784

[2] Jiang C M, Yu G R, Li Y N, et al. Nutrient resorption of coexistence species in alpine meadow of the Qinghai-Tibetan Plateau explains plant adaptation to nutrient-poor environment[J]. Ecological Engineering, 2012, 44: 1–9

[3] Aerts R, Cornelissen J H C, van Logtestijn R S P, et al. Climate change has only a minor impact on nutrient resorption parameters in a high-latitude peatland[J]. Oecologia, 2007, 151(1): 132–139

[4] Kobe R K, Lepczyk C A, Iyer M. Resorption efficiency decreases with increasing green leaf nutrients in a global data set[J]. Ecology, 2005, 86(10): 2780–2792

[5] 孙书存，陈灵芝．东灵山地区辽东栎叶养分的季节动态与回收效率[J]．植物生态学报, 2001, 25(1): 76–82
Sun S C, Chen L Z. Leaf nutrient dynamics and resorption efficiency of *Quercus liaotungensis* in the Dongling Mountain region[J]. Acta Phytoecologica Sinica, 2001, 25(1): 76–82

[6] Aerts R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns?[J]. Journal of Ecology, 1996, 84(4): 597–608

[7] 赵勇，吴明作，樊巍，等．太行山针、阔叶森林凋落物分解及养分归还比较[J]．自然资源学报, 2009, 24(9): 1616–1624
Zhao Y, Wu M Z, Fan W, et al. Comparison of nutrient return and litter decomposition between coniferous and broad-leaved forests in hilly region of Taihang Mountains[J]. Journal of Natural Resources, 2009, 24(9): 1616–1624

[8] 刘世海．京北山区人工刺槐水源涵养林主要养分元素含量特征分析[J]．河北林果研究, 2006, 21(1): 14–17
Liu S H. Studies on the nutrient content property of *Robinia pseudoacacia* water resource protection forest ecosystem in northern mountain area of Beijing[J]. Hebei Journal of Forestry and Orchard Research, 2006, 21(1): 14–17

[9] 涂志华．北京山区森林土壤碳—氮—水耦合循环机制研究[D]．北京：北京林业大学, 2015
Tu Z H. Mechanism study on the coupling cycle of soil carbon-nitrogen-water of forest ecosystems in Beijing Mountainous area[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2015

[10] 孙文义，邵全琴，刘纪远．黄土高原不同生态系统水土保持服务功能评价[J]．自然资源学报, 2014, 29(3): 365–376
Sun W Y, Shao Q Q, Liu J Y. Assessment of soil conservation function of the ecosystem services on the Loess Plateau[J]. Journal of Natural Resources, 2014, 29(3): 365–376

[11] 高培鑫．松山天然油松林养分循环与复壮措施效果研究[D]．北京：北京林业大学, 2014
Gao P X. Nutrient cycle of *Pinus tabulaeformis* forest in Songshan and the effects of different rejuvenation measures[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2014

[12] 郭晋平，丁颖秀，张芸香．关帝山华北落叶松林凋落物分解过程及其养分动态[J]．生态学报，2009, 29(10): 5684–5695
Gao J P, Ding Y X, Zhang Y X. Decomposition process and nutrient dynamic of litterfall in a *Larix principis-rupprechtii* stand in Guandishan Mountains[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(10): 5684–5695

[13] 王鹏飞．太行山低山丘陵区典型植物群落养分循环研究[D]．郑州：河南农业大学, 2008
Wang P F. Study of the nutrient cycling of typical vegetation community in hilly region of Taihang Mountain[D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2008

[14] 赵勇, 樊巍, 吴明作, 等. 太行山地区侧柏人工林主要养分元素分配及循环特征[J]. 水土保持学报, 2009, 23(2): 143–147
Zhao Y, Fan W, Wu Z M, et al. The nutrient allocation and cycling pattern in the *Platycladus orientalis* plantation in hilly region of Taihang Mountains[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2009, 23(2): 143–147
[15] 赵勇, 樊巍, 吴明作, 等. 太行山丘陵区刺槐人工林主要养分元素分配及循环特征[J]. 中国水土保持科学, 2009, 7(5): 111–116
Zhao Y, Fan W, Wu M Z, et al. Nutrient allocation and cycling pattern in the *Robinia pseudoacacia* plantation in hilly region of Taihang Mountains[J]. Science of Soil and Water Conservation, 2009, 7(5): 111–116
[16] 王宁, 张有利, 王百田, 等. 山西省油松林生态系统碳氮磷化学计量特征[J]. 水土保持研究, 2015, 22(1): 72–79
Wang N, Zhang Y L, Wang B T, et al. Stoichiometry of carbon, nitrogen and phosphorus in *Pinus tabulaeformis* Carr. forest ecosystems in Shanxi Province, China[J]. Research of Soil and Water Conservation, 2015, 22(1): 72–79
[17] 夏菁, 魏天兴, 陈佳澜, 等. 黄土丘陵区人工林养分循环特征[J]. 水土保持学报, 2010, 24(3): 89–93
Xia J, Wei T X, Chen J L, et al. Biological cycling of nutrients of plantation in hilly Loess Plateau[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2010, 24(3): 89–93
[18] 尹娜. 黄土区人工林生物量及养分积累分布研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2008
Yin N. Biomass and the nutrients' distribution and accumulation of plantations on Loess Plateau[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2008
[19] 刘增文, 李雅素. 黄土残塬沟壑区刺槐人工林生态系统的养分循环通量与平衡分析[J]. 生态学报, 1999, 19(5): 42–46
Liu Z W, Li Y S. Nutrient cycling and balance analysis of blacklocust forest ecosystem in gullied Loess Plateau area[J]. Acta Ecologica Sinica, 1999, 19(5): 42–46
[20] 杨佳佳, 张向茹, 马露莎, 等. 黄土高原刺槐林不同组分生态化学计量关系研究[J]. 土壤学报, 2014, 51(1): 133–142
Yang J J, Zhang X R, Ma L S, et al. Ecological stoichiometric relationships between components of *Robinia pseudoacacia* forest in Loess Plateau[J]. Acta Pedologica Sinica, 2014, 51(1): 133–142
[21] 陈凯, 刘增文, 李俊, 等. 基于 SOFM 网络对黄土高原森林生态系统的养分循环分类研究[J]. 生态学报, 2011, 31(23): 37–45
Chen K, Liu Z W, Li J, et al. SOFM-based nutrient cycling classification of forest ecosystems in the Loess Plateau[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(23): 37–45
[22] 常雅军, 陈琦, 曹靖, 等. 甘肃小陇山不同针叶林凋落物量、养分储量及持水特性[J]. 生态学报, 2011, 31(9): 2392–2400
Chang Y J, Chen Q, Cao J, et al. Litter amount and its nutrient storage and water holding characteristics under different coniferous forest types in Xiaolong Mountain, Gansu Province[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(9): 2392–2400
[23] 陈亚南, 马露莎, 张向茹, 等. 陕西黄土高原刺槐枯落叶生态化学计量学特征[J]. 生态学报, 2014, 34(15): 4412–4422
Chen Y N, Ma L S, Zhang X R, et al. Ecological stoichiometry characteristics of leaf litter of *Robinia pseudoacacia* in the Loess Plateau of Shaanxi Province[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(15): 4412–4422
[24] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, 101(30): 11001–11006
[25] Killingbeck K T. Nutrients in senesced leaves: Keys to the search for potential resorption and resorption proficiency[J]. Ecology, 1996, 77(6): 1716–1727
[26] Aerts R, Chapin F S Ⅲ. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns[J]. Advances in Ecological Research, 1999, 30: 1–67
[27] 黄菊莹, 余海龙, 张硕新, 等. 多年生植物养分回收特性及其衡量参数研究[J]. 西北林学院学报, 2010, 25(4): 62–66
Huang J Y, Yu H L, Zhang S X, et al. Study on nutrient resorption trait of perennial species and its parameters[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2010, 25(4): 62–66
[28] 张希彪, 上官周平. 黄土丘陵区油松人工林与天然林养分分布和生物循环比较[J]. 生态学报, 2006, 26(2): 373–382
Zhang X B, Shangguan Z P. Nutrient distributions and bio-cycle patterns in both natural and artificial *Pinus tabulaeformis* forests in Hilly Loess Regions[J]. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(2): 373–382
[29] 李裕元, 邵明安. 子午岭植被自然恢复过程中植物多样性的变化[J]. 生态学报, 2004, 24(2): 252–260
Li Y Y, Shao M A. The change of plant diversity during natural recovery process of vegetation in Ziwuling area[J]. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(2): 252–260
[30] 李丹, 陈宏伟, 李根前, 等. 我国天然林与人工林的比较研究[J]. 林业调查规划, 2011, 36(6): 59–63
Li D, Chen H W, Li G Q, et al. Comparative analysis of artificial forest and natural forest in China[J]. Forest Inventory and Planning, 2011, 36(6): 59–63
[31] 张剑, 汪思龙, 王清奎, 等. 不同森林植被下土壤活性有机碳含量及其季节变化[J]. 中国生态农业学报, 2009, 17(1): 41–47
Zhang J, Wang S L, Wang Q K, et al. Content and seasonal change in soil labile organic carbon under different forest covers[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2009, 17(1): 41–47
[32] 龚珊珊, 廖善刚. 桉树人工林与天然林土壤养分的对比研究[J]. 江苏林业科技, 2009, 36(3): 1–4
Gong S S, Liao S G. Soil nutrient characteristics in eucalypt plantation and natural forest[J]. Journal of Jiangsu Forestry Science & Technology, 2009, 36(3): 1–4
[33] Pugnaire F I, Chapin F S Ⅲ. Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen Mediterranean species[J]. Ecology, 1993, 74(1): 124–129
[34] Zhu Y, Dumroese R K, Pinto J R, et al. Fall fertilization enhanced nitrogen storage and translocation in *Larix olgensis* seedlings[J]. New Forests, 2013, 44(6): 849–861